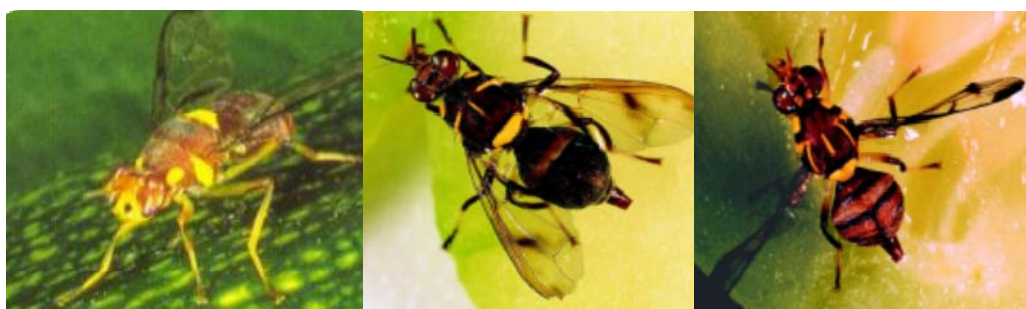


Université de Bourgogne - Master STS – ETE  
Spécialité Biologie des Organismes et des Populations

Mémoire de stage de Master deuxième année, année universitaire 2010-2011

**Compétition larvaire interspécifique au sein du  
complexe des Tephritidae s'attaquant aux  
Cucurbitaceae à l'île de La Réunion**



**Réalisé par : Cécile PERSON**

**Sous la direction** de Serge QUILICI, Dr HDR Entomologiste  
et de Cathy JAQUARD, doctorante

UMR "Peuplements Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical"  
CIRAD Réunion - Pôle de Protection des Plantes

**Photographies de la page de couverture de A. FRANK, CIRAD Réunion :**

De gauche à droite, *Dacus ciliatus*, *Dacus demmerezi* et *Bactrocera cucurbitae* (Diptera : Tephritidae)

## Sommaire

<b>1. Introduction .....</b>	<b>- 1 -</b>
<b>2. Matériel et méthode.....</b>	<b>- 4 -</b>
<b>Modèles biologiques .....</b>	<b>- 4 -</b>
<b>Protocole expérimental.....</b>	<b>- 4 -</b>
Récolte des œufs.....	- 4 -
Infestation synchrone des courgettes.....	- 4 -
Récolte, pesée et classement des pupes.....	- 5 -
Émergence des adultes .....	- 5 -
Analyses des données .....	- 5 -
<b>3. Résultats .....</b>	<b>- 7 -</b>
<b>Sélection des réplicats .....</b>	<b>- 7 -</b>
<b>Taux de survie, de l'éclosion des œufs à l'émergence des adultes.....</b>	<b>- 7 -</b>
<b>Poids pupal.....</b>	<b>- 8 -</b>
<b>Durée de développement larvaire.....</b>	<b>- 10 -</b>
<b>4. Discussion .....</b>	<b>- 13 -</b>
<b>Limites de l'étude .....</b>	<b>- 13 -</b>
<b>Taux de survie .....</b>	<b>- 14 -</b>
<b>Développement larvaire et poids pupal .....</b>	<b>- 15 -</b>
<b>Conclusion et perspectives .....</b>	<b>- 17 -</b>

## Bibliographie

## 1. Introduction

La famille des Tephritidae (ou mouches des fruits), appartenant à l'ordre des diptères, regroupe près de quatre mille espèces réparties dans les régions tropicales, subtropicales et tempérées (White & Elson-Harris 1992, Dhillon *et al.* 2005). Les larves des espèces de la sous-famille des *Dacinae* se développent dans les fruits, en se nourrissant de leur pulpe (White & Elson-Harris 1992, Vayssières 1999). Beaucoup d'entre elles sont considérées comme des ravageurs d'importance économique, sur les cultures fruitières et maraîchères, notamment du fait de leur polyphagie (White & Elson-Harris 1992, Carroll *et al.* 2002, Quilici *et al.* 2002, Drew 2004, Vayssières *et al.* 2008). Ainsi, la mouche du melon, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (sous-famille des *Dacinae*) s'attaque à près de 125 plantes-hôtes (Vayssières 1999), causant des dommages d'importance économique à 81 d'entre elles (Dhillon *et al.* 2005). Les espèces du genre *Bactrocera* sont natives d'Asie Tropicale, d'Australie et des régions du Pacifique Sud alors que celles du genre *Dacus* proviennent essentiellement d'Afrique (White & Elson-Harris 1992, Drew 2004). D'autre part certaines espèces ont été introduites dans de nouvelles régions via le commerce des fruits ou les transports aériens (Duyck 2005).

A La Réunion, trois espèces de Tephritidae présentent une importance économique significative sur les cultures de Cucurbitaceae: *B. cucurbitae*, *Dacus ciliatus* Loew et *Dacus demmerezi* Bezzi (Vayssières *et al.* 2008). Seule *D. demmerezi* est native des Mascareignes (White & Elson-Harris 1992). *Dacus ciliatus*, la « mouche éthiopienne des Cucurbitaceae », est la première espèce nuisible aux Cucurbitaceae à avoir été signalée à La Réunion, en 1964, par Pointel (Vayssières 1999). Originnaire d'Afrique, elle est présente jusqu'en Inde (White & Elson-Harris 1992). *Bactrocera cucurbitae*, la « mouche du melon », est originaire du continent asiatique mais a largement étendu son aire de répartition puisqu'on la rencontre dans les îles du Pacifique, et dans de nombreux pays d'Afrique de l'Est (White & Elson-Harris 1992) et de l'Ouest (Mwatawala *et al.* 2009). Elle a été signalée dans les Mascareignes, par Etienne en 1972 (Vayssières 1999). Ces trois espèces sont majoritairement inféodées à la famille des Cucurbitaceae (Vayssières 1999). A La Réunion, *B. cucurbitae* et *D. ciliatus* se développent sur 16 espèces de cette famille et *D. demmerezi* sur 13 d'entre elles. Quatre de ces espèces sont sauvages et fournissent aux femelles de mouches des sites de reproduction durant toute l'année (Vayssières *et al.* 2001).

Les cultures maraîchères de l'île de La Réunion sont un élément essentiel de la production agricole locale (Ryckewaert *et al.* 2010). Les trois espèces de *Dacinae* mentionnées

précédemment sont à l'origine de pertes considérables sur les cultures de Cucurbitaceae (Vayssières 1999, Vayssières *et al.* 2008). Celles-ci peuvent parfois toucher jusqu'à 100% des récoltes (courgettes, citrouilles, etc.), malgré les traitements insecticides couramment pratiqués (Deguine *et al.* 2010, Ryckewaert *et al.* 2010). Peu efficaces, ceux-ci sont également coûteux pour les agriculteurs et nuisibles aux organismes utiles (pollinisateurs, parasitoïdes et prédateurs) et à l'environnement (Deguine *et al.* 2010, Ryckewaert *et al.* 2010). Des recherches sur l'écologie, la biologie et la génétique de ces mouches ont donc été mises en œuvre, dans le but de développer des méthodes de gestion agro-écologique des populations (Ryckewaert *et al.* 2010). Dans ce contexte, *Psytalia fletcheri* (Silvestri) (Braconidae: Opiinae), un parasitoïde de certaines mouches des Cucurbitaceae, a été introduit avec succès sur l'île de La Réunion, afin de contribuer à contrôler les populations de *B. cucurbitae* (Quilici *et al.* 2004). De même, une technique de prophylaxie par l'utilisation d'« augmentoria » (structures permettant de stocker les fruits infestés) permet d'éliminer les mouches émergentes, tout en laissant s'échapper les parasitoïdes (Deguine *et al.* 2010).

Chez les insectes phytophages, le rôle de la compétition interspécifique dans la structure et la dynamique des populations a fait l'objet de nombreuses études (Connell 1980, Denno *et al.* 1995, Stewart 1996, Reitz & Trumble 2002, Duyck *et al.* 2004). Des espèces peuvent se nuire (Dajoz 1996) lorsqu'il y a compétition pour la recherche ou l'exploitation de ressources communes (nourriture, abris, sites de ponte, partenaire sexuel...), et ce, quelque soit leurs abondances. On distingue deux types de compétition : la compétition par exploitation, où l'un des individus exploitant la ressource commune diminue la disponibilité de celle-ci pour l'autre concurrent et la compétition par interférence, qui implique une interaction directe entre les concurrents, l'un empêchant l'accès aux ressources à l'autre soit de façon active (comportement agressif), soit de façon passive (substances chimiques) (Barbault 1992).

Chez les insectes phytophages, cette compétition interspécifique est influencée par les ennemis naturels, les plantes hôtes et l'environnement abiotique (Hairston *et al.* 1960, Price 1980, Denno *et al.* 1995 ; 2002, Duyck 2005). Chez les Tephritidae de nombreux déplacements d'espèces dus à la compétition interspécifique, ont été observés ces dernières années lors d'invasions accidentelles (White & Elson-Harris 1992, White *et al.* 2000, Allwood *et al.* 2002, Duyck *et al.* 2004a, Clarke *et al.* 2005, Ekesi *et al.* 2009). Chez les adultes on peut distinguer les interactions physiques et chimiques (Fitt 1989). Chez les mouches de fruits, des cas d'interférences physiques entre individus de même sexe sont répertoriés dans la littérature: les mâles défendent des territoires de reproduction tandis que les femelles défendent des sites d'oviposition (Fitt 1989). Camargo *et al.* (1996) ont observé des attaques

d'adultes d'*Anastrepha obliqua* Macquart sur des femelles de *Ceratitits capitata* (Wiedemann) engendrant leur déplacement de mangues vers des oranges. Cependant, en général, l'effet de ces interactions sur le succès reproducteur des individus reste faible (Fitt 1989). Les interférences chimiques semblent avoir un rôle plus conséquent sur la distribution des populations. Les femelles de nombreuses espèces de Tephritidae déposent, après la ponte des œufs, des phéromones de marquage (ou HMP, Host Marking Pheromones) sur la plante hôte (Roitberg & Prokopy 1987, Duyck 2005). Ces substances chimiques, signalant la présence d'œufs dans le fruit, sont généralement perçues par des individus de la même espèce, et peuvent ainsi réguler la compétition intraspécifique larvaire (Duyck 2005). L'influence de cette dernière est reconnue comme essentielle dans la structure des populations de Tephritidae (Fitt 1989, Duyck *et al.* 2006a). Ainsi, Duyck (2005) a mis en évidence des effets asymétriques de la compétition larvaire entre quatre espèces de Tephritidae (*Bactrocera zonata* (Saunders), *Ceratitits rosa* Karsch, *Ceratitits catoirii* Guérin-Méneville, et *C. capitata*) qui conduisent à avantager une espèce (ici *B. zonata*) par rapport aux autres. Au stade larvaire, la compétition par exploitation peut se traduire par une diminution de la survie larvaire et/ou de la taille des pupes, et parfois par une augmentation de la durée de développement. De tels résultats ont été montrés chez *B. curcubitae* lors d'une compétition avec *D. ciliatus* (Qureshi *et al.* 1987), et chez *C. capitata* lors d'une compétition avec *B. dorsalis* (Keiser *et al.* 1974). Des travaux récents ont mis en évidence un effet des facteurs environnementaux abiotiques (température, humidité) (Duyck *et al.* 2006b) et biotiques (plantes hôtes, ennemis naturels) (Duyck *et al.* 2008) sur les résultats de la compétition larvaire chez les Tephritidae.

Les mécanismes de la compétition interspécifique larvaire chez *D. demmerezi*, *D. ciliatus* et *B. cucurbitae* sont actuellement étudiés au CIRAD Réunion (thèse C. Jacquard). Dans ce cadre, ce stage de Master a pour but de développer les connaissances concernant les interactions entre les trois espèces, aux stades larvaires, en présence d'une ressource connue. Le suivi de paramètres de développement (taux de survie, poids pupal et durée de développement) des trois espèces, selon différentes conditions d'infestation, doit permettre de mieux comprendre les conséquences de la compétition larvaire. Ces nouvelles connaissances pourront s'avérer bénéfiques pour de futurs travaux sur les méthodes de lutte et la dynamique des populations des *Dacinae*.

## 2. Matériel et méthode

### *Modèles biologiques*

Les trois espèces de mouches des légumes étudiées sont élevées en laboratoire dans une chambre climatique (température:  $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$  ; humidité relative:  $60\% \pm 10\%$  ; photopériode: LD 12 :12) d'après la technique d'écrite par Duyck & Quilici (2002) et Duyck *et al.* (2004). Les mouches disposent d'eau, de sucre et de protéines (hydrolysats de levure de bière (ICN Biomedicals, USA). Si nécessaire, l'introduction de mouches sauvages dans les cages d'élevage permet de renforcer le stock de mouches.

La courgette, *Cucurbita pepo* L. (Cucurbitaceae), a été sélectionnée comme fruit-hôte pour notre étude car elle est favorable au développement des trois espèces, sans *a priori* favoriser l'une d'entre elles (Vayssières 1999).

### *Protocole expérimental*

#### *Récolte des œufs*

Pour obtenir les larves qui servent aux infestations, des courgettes sont placées dans des cages d'élevage en plexiglas (50 x 50 x 60 cm) afin que les femelles pondent leurs œufs sous l'exocarpe du fruit. Après 24 heures, les œufs sont retirés des courgettes et placés sur du papier buvard humidifié placé dans une boîte (diamètre de 8 cm) elle-même enfermée dans une boîte (25 x 10 cm) en plastique où un fond d'eau garantit une bonne hygrométrie. L'ensemble est alors mis à incuber dans une étuve ( $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$  ; humidité relative:  $60\% \pm 10\%$  ; photopériode: LD 12 :12) pendant 24 heures.

#### *Infestation synchrone des courgettes*

Pour s'affranchir des différences de taux d'éclosion des œufs (compétition interspécifique entre femelles qui pondent, taux de fertilité variable...), les légumes sont directement infestés avec des jeunes larves (stade L1). Des entailles pratiquées sur l'exocarpe des légumes accueillent alors les larves récoltées à l'aide d'un pinceau fin sous une loupe binoculaire, avec un maximum de dix larves par entaille. Chez les Tephritidae, des études antérieures ont montré que la compétition intraspécifique avait un fort impact sur la survie et le poids pupal, à partir de deux larves par gramme de fruit (Fitt 1986, Jacquard com. pers.). Aussi, pour étudier la compétition interspécifique tout en limitant la compétition intraspécifique, nous avons choisi pour cette étude d'utiliser une densité d'une larve par gramme de courgette. Les infestations croisées sont testées pour les trois couples d'espèces, soit *B. cucurbitae* / *D. ciliatus*, *B. cucurbitae* / *D. demmerezi*, et *D. ciliatus* / *D. demmerezi*. Chaque modalité est

répétée 5 fois. On teste pour chaque couple d'espèces les différentes gammes d'infestations croisées suivantes :

- ▲ Niveau de compétition 0%-100%, avec 0% d'espèce 1 et 100% d'espèce 2
- ▲ Niveau de compétition 25%-75%, avec 25% d'espèce 1 et 75% d'espèce 2
- ▲ Niveau de compétition 50%-50%, avec 50% d'espèce 1 et 50% d'espèce 2
- ▲ Niveau de compétition 75%-25%, avec 75% d'espèce 1 et 25% d'espèce 2
- ▲ Niveau de compétition 100%-0%, avec 100% d'espèce 1 et 0% d'espèce 2

Les niveaux 100%-0% et 0%-100% constituent des témoins, pour lesquels la compétition interspécifique est nulle.

L'ensemble des courgettes est placé dans des boîtes contenant un fond de sable afin que les larves de dernier stade (L3) puissent y sauter et s'empurger. Les boîtes sont stockées en salle climatique. L'infestation des courgettes est effectuée l'après-midi.

#### *Récolte, pesée et classement des pupes*

Les pupes sont récoltées quotidiennement par tamisage du sable (Vayssières 1999). Elles sont pesées à l'aide d'une balance de précision à  $10^{-4}$ g près (modèle Sartorius 1801) et sont regroupées en classes de poids d'étendue 1 milligramme dans des boîtes cylindriques en plastique (3 x 3 cm). Les boîtes sont conservées en chambre climatique jusqu'à l'émergence des adultes. Les relevés sont effectués à 8 h, tous les jours de la semaine.

#### *Émergence des adultes*

L'émergence des adultes permet l'identification des espèces et des sexes qui est difficile au stade pupa. Les femelles se différencient des mâles par la présence d'un ovipositeur au bout de l'abdomen. Les trois espèces se différencient par les bandes longitudinales du scutum et les nervures des ailes (Etienne 1982). *Bactrocera cucurbitae* présente trois bandes longitudinales jaunes sur le scutum et une tache noire le long de la nervure médiocubitale de l'aile. *Dacus demmerezi* possède une seule fine bande jaune sur le thorax, la bande costale des ailes est sombre, large et peu marquée et la nervure médio-radiale est foncée. Le scutum de *D. ciliatus* n'est pas marqué de bande jaune, et ses ailes sont sans taches avec une bande costale étroite, nette et élargie à l'extrémité (Etienne, 1982). Les relevés d'émergence sont effectués à 11 h, tous les jours de la semaine.

#### *Analyses des données*

Pour mettre en évidence l'effet de la compétition larvaire interspécifique au sein d'un même fruit-hôte, nous mesurons le taux de survie (du stade larvaire au stade adulte) de chaque



espèce au sein d'une courgette, le poids moyen des pupes, la durée moyenne de développement larvaire (du stade L1 à l'émergence des pupes) et le sexe ratio.

Les analyses statistiques ainsi que les représentations graphiques sont réalisées à l'aide du logiciel R (version R, 2.13.0). Tous les tests statistiques sont considérés au seuil de 5%. L'homogénéité des variances ainsi que de la normalité des résidus sont vérifiées graphiquement. Pour étudier l'effet de la compétition interspécifique sur chacun des paramètres de développement mesurés, on réalise des analyses de variance (ANOVA). Le test se fait soit par couple d'espèce avec une ANOVA à un facteur (paramètre de développement) et quatre modalités (les niveaux de compétition, le niveau 0%-100% n'étant pas pris en compte), soit pour chaque espèce selon le niveau de compétition avec une ANOVA à un facteur (paramètre de développement) et deux modalités (les espèces en compétition). Pour les distributions non-normales, notamment les taux de survie moyen, un modèle linéaire généralisé est réalisé. Un test de Tukey permet alors de comparer deux à deux les différentes modalités.

Pour les différentes espèces, selon les différents couples et niveaux de compétition, un test binomial exact permet de vérifier si le nombre de femelles est significativement différent du nombre de mâles.

### 3. Résultats

#### *Sélection des réplicats*

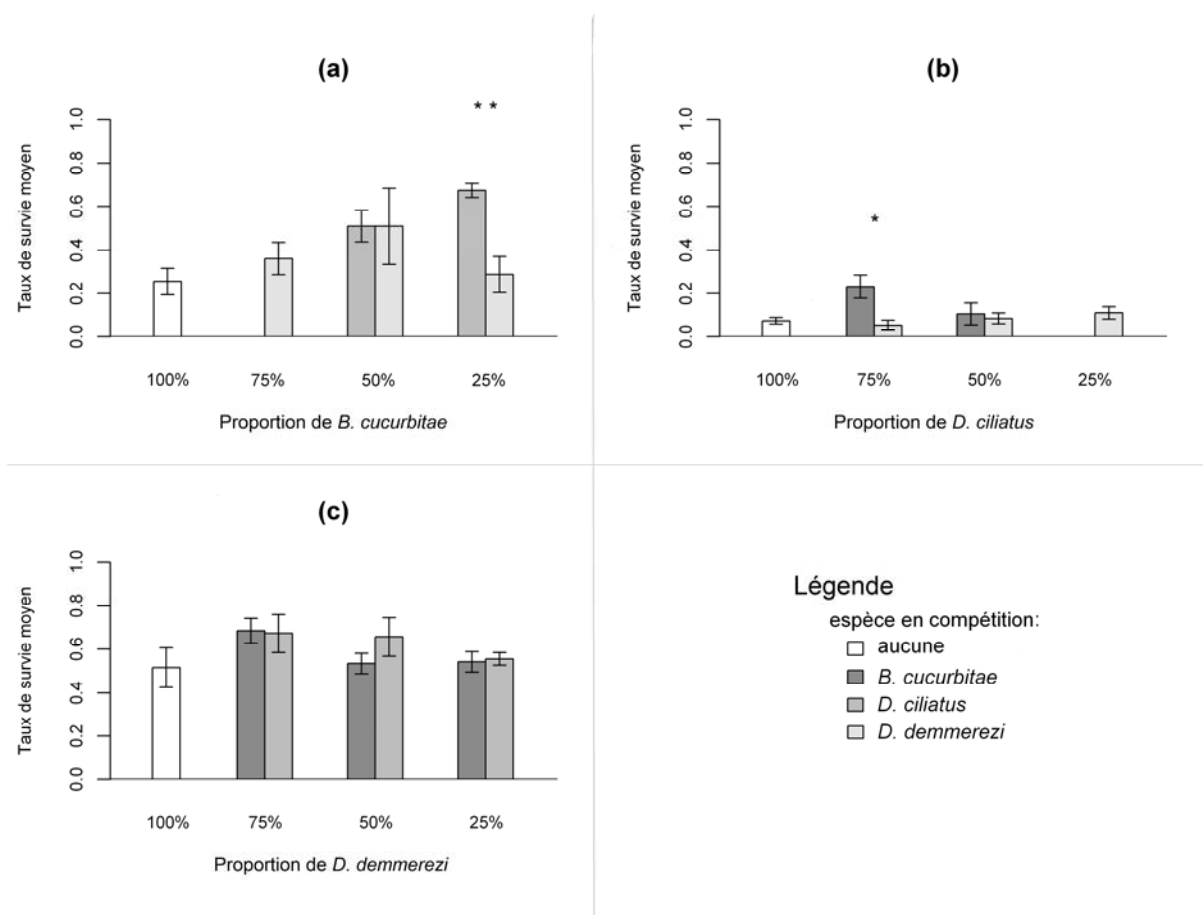
Le nombre de réplicats pour les différentes infestations varie entre 4 et 9, car certains réplicats ont été éliminés pour l'analyse, notamment lorsque la présence de pontes d'autres espèces (mouches des légumes et/ou drosophiles) avant l'infestation des fruits hôtes, a été décelée lors des émergences des adultes. Quand les conditions (nombre suffisant de mouches dans l'élevage) l'ont permis, ces réplicats ont été remplacés. Ainsi la modalité 75% Bc - 25% Dc n'a pas pu être retenue dans nos analyses statistiques du fait d'une contamination des courgettes par des drosophiles modifiant la quantité et la qualité de ressources disponibles pour les espèces étudiées.

#### *Taux de survie, de l'éclosion des œufs à l'émergence des adultes*

Dans les cas d'infestation où une seule espèce est présente dans les fruits, le taux de survie moyen de *D. demmerezi* ( $0,52 \pm 0,20$ ) est nettement supérieur à celui de *B. cucurbitae* et de *D. ciliatus*, respectivement  $p = 0,012$  et  $p < 0,001$  au test de Tukey. De plus, les taux de survie de *B. cucurbitae* ( $0,26 \pm 0,16$ ) et *D. ciliatus* ( $0,10 \pm 0,03$ ) ne sont pas significativement différents (test de Tukey,  $p = 0,102$ ) (Figure1).

La survie de *B. cucurbitae* n'est pas affectée par la présence des larves de *D. demmerezi* au sein du fruit hôte, quelque soit le niveau de compétition (Figure 1 (a), Tableau 1). Par contre, sa survie moyenne est plus élevée quand elle est en compétition larvaire avec *D. ciliatus* (niveaux 50%-50% et 75%-25%) que lorsqu'elle est seule à se développer dans une courgette, respectivement  $p = 0,013$  et  $p = 0,008$  au test de Tukey (Figure 1 (a), Tableau 1). Ainsi, le taux moyen de survie de *B. cucurbitae* est bien plus élevé lorsque cette espèce subit une pression de compétition interspécifique forte (niveau 25%-75%) de *D. ciliatus* plutôt que de *D. demmerezi* (ANOVA,  $p = 0,009$ ). *Bactrocera cucurbitae* a un taux de survie de  $0,26 \pm 0,16$  lorsqu'elle est seule dans la courgette et de  $0,65 \pm 0,11$  en présence de 75% de larves de *D. ciliatus*.

De manière générale, *D. ciliatus* présente des taux de survie très faibles ( $0,12 \pm 0,10$ ). Seulement, en cas de compétition faible (75%-25%) avec *B. cucurbitae*, l'espèce montre un taux de survie moyen de  $0,23 \pm 0,12$  (Figure 1 (b), Tableau 1) significativement supérieur à celui en présence de *D. demmerezi* (ANOVA,  $p = 0,020$ ).



**Figure 1 : Taux de survie de l'éclosion des oeufs à l'émergence des adultes** (moyenne  $\pm$  erreur standard) de (a) *Bactrocera cucurbitae*, (b) *Dacus ciliatus* et (c) *Dacus demmerezii* en fonction des proportions de larves introduites dans le fruit hôte et de la compétition avec les espèces correspondantes (cf. légende). Pour chaque proportion de larves, les différences significatives entre les espèces en compétition sont représentées par \*\*\* ( $p < 0,001$ ), \*\* ( $p < 0,01$ ) et \* ( $p < 0,05$ ).

La survie moyenne de *D. demmerezii* (Figure 1 (c), Tableau 1) n'est pas modifiée par la compétition interspécifique larvaire, qu'elle soit en concurrence avec *B. cucurbitae* (ANOVA,  $p = 0,251$ ) ou *D. ciliatus* ( $p = 0,48$ ).

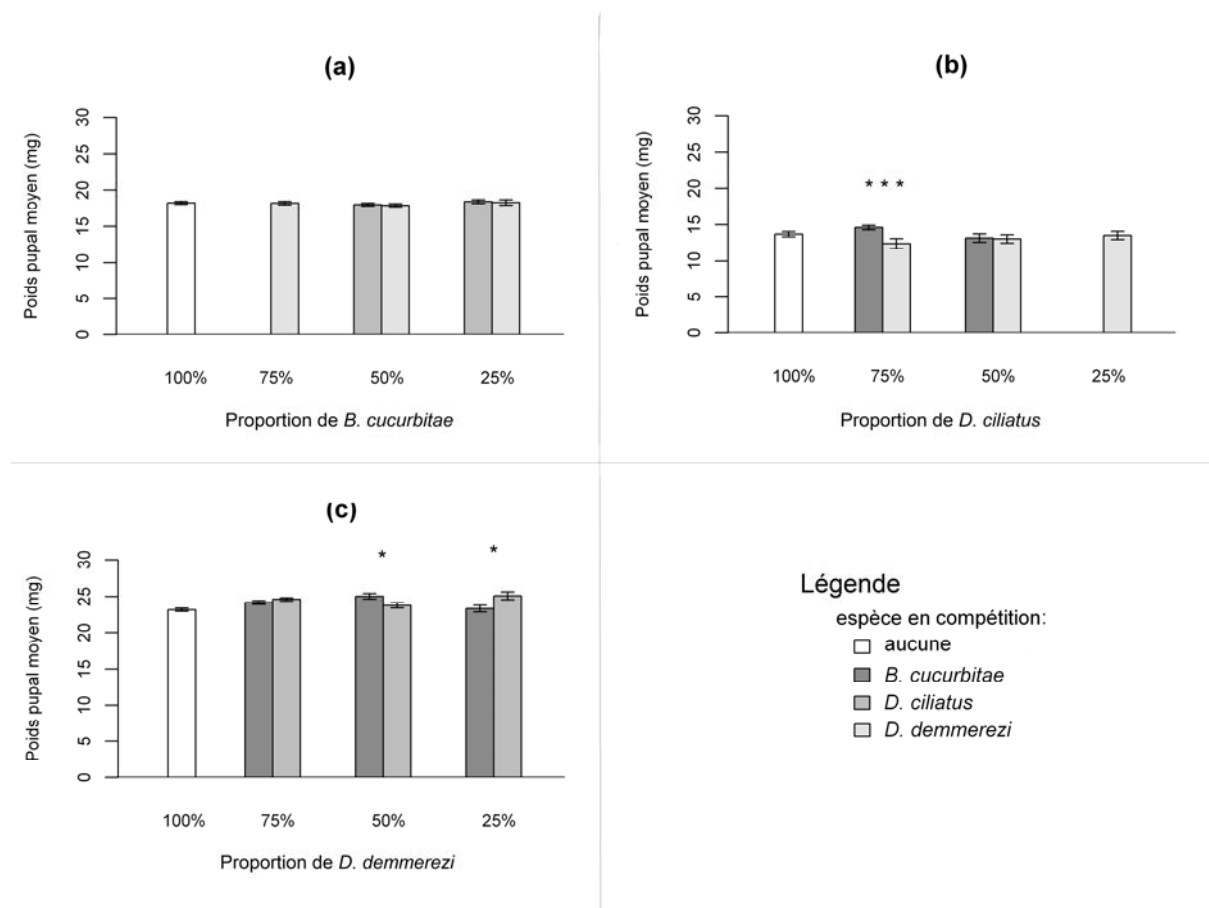
### **Poids pupal**

Les témoins mettent en évidence que les pupes de *D. ciliatus* sont les plus petites en moyenne ( $13,70 \pm 2,54$  mg), suivies de celles de *B. cucurbitae* ( $18,30 \pm 2,79$  mg) puis de *D. demmerezii* ( $23,18 \pm 3,63$  mg). Les trois espèces présentent des poids pupaux significativement différents (ANOVA,  $p < 2,2 \times 10^{-16}$ ). Il est noté également, que les femelles de chaque espèce émergent de pupes qui sont en moyenne plus lourdes que celles des mâles (ANOVA,  $p < 0,001$ ).

Le poids des pupes de *B. cucurbitae* n'est globalement pas affecté dans le cas de la compétition larvaire au sein d'un même fruit hôte, avec *D. ciliatus* comme avec *D. demmerezii*

(Figure 2 (a), Tableau 1). Par rapport aux pupes témoins, seule une légère diminution du poids moyen des pupes de *B. cucurbitae* apparaît, de 17,96 mg contre 18,20 mg (test de Tukey,  $p = 0,0447$ ), lorsque dans une courgette le nombre de larves de cette espèce est équivalent à celui de *D. ciliatus*, soit le niveau de compétition 50%-50%.

Concernant *D. ciliatus*, lorsque dans un fruit hôte il y a un taux de 75% de cette espèce contre 25% d'une autre espèce, le poids de ses pupes est supérieur (Figure 2 (b), Tableau 1) en situation de compétition avec *B. cucurbitae* ( $14,61 \pm 2,85$  mg) par rapport à une compétition avec *D. demmerezi* (ANOVA,  $p < 0,001$ ).



**Figure 2 : Poids pupal en milligrammes** (moyenne  $\pm$  erreur standard) de *Bactrocera cucurbitae* (a), *Dacus ciliatus* (b) et *Dacus demmerezi* (c) en fonction des proportions de larves introduites dans le fruit hôte et de la compétition avec les espèces correspondantes (cf. légende). Pour chaque proportion de larves, les différences significatives entre les espèces en compétition sont représentées par \*\*\* ( $p < 0,001$ ), \*\* ( $p < 0,01$ ) et \* ( $p < 0,05$ ).

Aucune tendance claire ne ressort vis-à-vis des infestations réalisées avec des larves de *D. demmerezi* (Figure 2 (c), Tableau 1). En absence de compétition interspécifique les pupes sont de plus faible poids ( $23,18 \pm 3,63$  mg) que lorsque 25% et 50% de larves de *B. cucurbitae* ont été introduites dans les légumes, respectivement  $24,16 \pm 3,83$  mg et  $25,02 \pm 4,10$  mg (test de Tukey,  $p = 0,012$  et  $p = 0,001$ ).

De même, lors de la compétition larvaire avec *D. ciliatus* (niveaux 25%-75% et 75%-25%), le poids moyen des pupes est significativement supérieur au poids des pupes témoins (test de Tukey,  $p < 0,001$ ). Cependant, le poids moyen des pupes pour le niveau 50%-50% ne diffère pas du témoin.

Pour finir, concernant les niveaux 25%-75% et 50%-50%, le poids moyen des pupes de *D. demmerezi* en compétition larvaire avec *B. cucurbitae* est significativement différent de celui lorsqu'il y a compétition larvaire avec *D. ciliatus*. En effet, pour le premier niveau d'infestation cité, les pupes de *D. demmerezi* sont en moyenne de poids inférieurs en présence de *B. cucurbitae*, alors que pour le second niveau d'infestation cité, ce poids moyen est supérieur.

Néanmoins, de manière générale, ces différences significatives de poids pupaux mises en évidence sont assez faibles (de l'ordre du mg) et il semble donc que le poids pupal de *D. demmerezi* soit peu affecté par la compétition larvaire interspécifique avec *B. cucurbitae* et *D. ciliatus*.

#### ***Durée de développement larvaire***

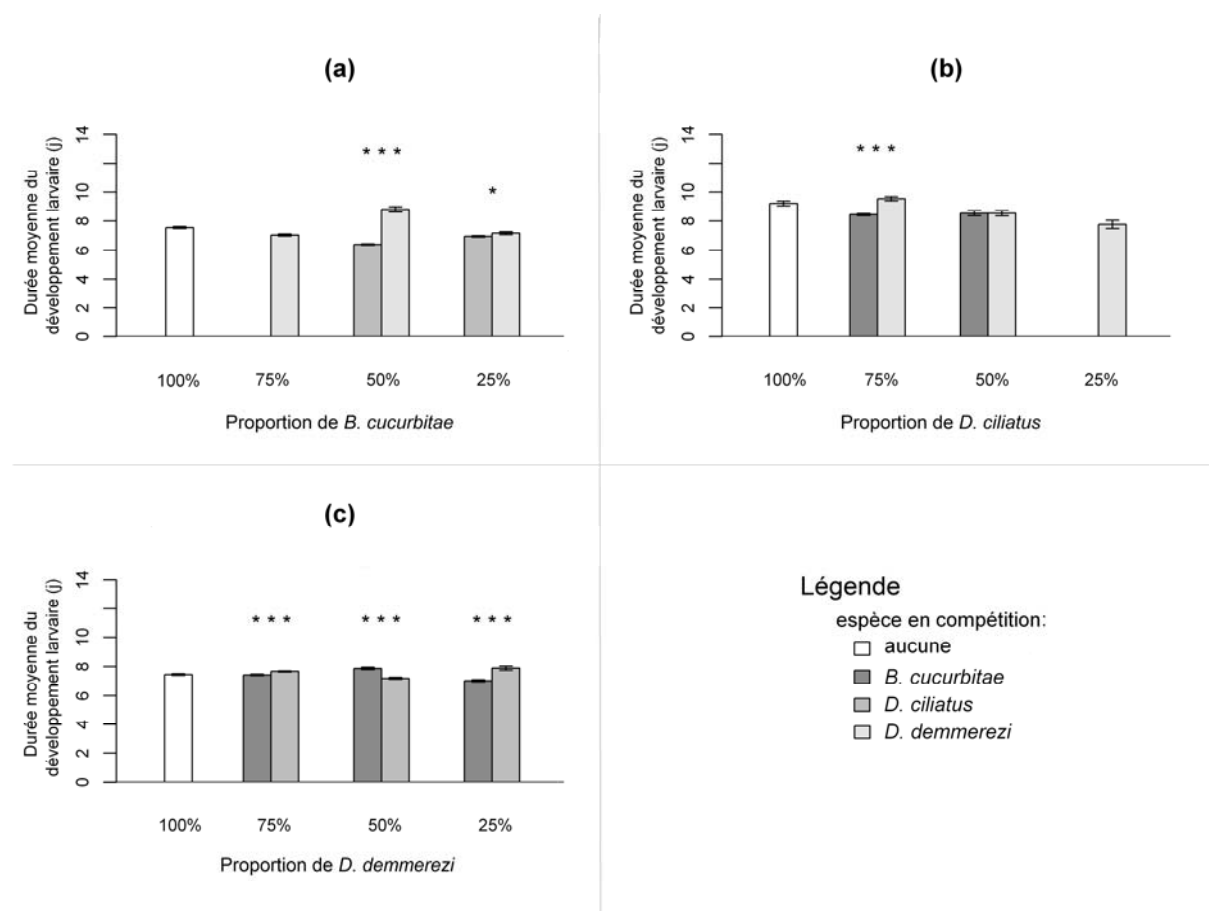
Les témoins montrent que les trois espèces n'ont pas la même durée de développement larvaire (ANOVA,  $p < 2 \times 10^{-16}$ ). Les larves de *D. demmerezi* et *B. cucurbitae* s'empupent en 7,5 jours en moyenne contre 9,0 jours pour *D. ciliatus*.

La durée du développement larvaire pour les différents couples testés varie en fonction du niveau de compétition existant au sein du fruit hôte (ANOVA,  $p < 0,001$ ).

La durée de développement larvaire de *B. cucurbitae*, en présence de 50% et 75% de *D. ciliatus*, est inférieure à celle du témoin (test de Tukey,  $p < 10^{-4}$ ) (Figure 3 (a), Tableau 1). Au contraire, la compétition larvaire avec *D. demmerezi* augmente la durée de développement des larves de *B. cucurbitae* pour le niveau 50%-50% par rapport à l'ensemble des autres niveaux (test de Tukey,  $p < 0,001$ ).

Lorsque 75% de larves de *D. ciliatus* sont en compétition avec 25% de larves de *B. cucurbitae*, la durée de développement larvaire des premières est diminuée par rapport au témoin (test de Tukey,  $p = 0,007$ ). Cette tendance est également observée pour le niveau 50%-50% mais la différence avec le niveau témoin n'est pas significative (test de Tukey,  $p = 0,179$ ) (Figure 3 (b), Tableau 1). De fortes densités de *D. demmerezi* diminuent la durée de développement des larves de *D. ciliatus*. En effet, le niveau 25%-75%, avec une durée de 7,76

$\pm 1,14$  j, se distingue des niveaux 100%-0% et 75%-25%, respectivement  $9,20 \pm 1,39$  j (test de Tukey,  $p = 0,016$ ) et  $9,53 \pm 0,62$  j (test de Tukey,  $p = 0,008$ ).



**Figure 3 : Durée du développement larvaire en jour** (moyenne  $\pm$  erreur standard) de (a) *Bactrocera cucurbitae*, (b) *Dacus ciliatus* et (c) *Dacus demmerezi* en fonction des proportions de larves introduites dans le fruit hôte, et de la compétition avec les espèces correspondantes (cf. Légende). Pour chaque proportion de larves, les différences significatives entre les espèces en compétition sont représentées par \*\*\* ( $p < 0,001$ ), \*\* ( $p < 0,01$ ) et \* ( $p < 0,05$ ).

Les larves de *D. demmerezi* ont une durée de développement (Figure 3 (c), Tableau 1) plus courte en cas de forte compétition larvaire avec *B. cucurbitae* (niveau 25%-75%), par rapport aux compétitions moyennes, faibles et nulles (respectivement les niveaux 50%-50%, 75%-25% et 100%-0% ; test de Tukey,  $p < 0,001$ ,  $p = 0,040$ ,  $p = 0,074$ ). Cependant le niveau 50%-50% présente la durée moyenne de développement larvaire la plus élevée, différente des niveaux 100%-0% et 75%-25% (test de Tukey, respectivement  $p = 0,002$  et  $p = 0,008$ ).

Au contraire, lorsque 50% de larves de *D. demmerezi* sont en concurrence avec 50% de larves de *D. ciliatus*, on observe la durée moyenne de développement larvaire la plus courte ( $7,20 \pm 0,81$  j), qui se distingue des résultats obtenus en compétition avec *B. cucurbitae* pour le même niveau (test de Tukey,  $p = 4 \times 10^{-10}$ ).

Pour conclure, la compétition larvaire entraîne une diminution du temps de développement des larves de *D. demmerezi* en présence de fortes densités de *B. cucurbitae*, et de densités moyennes de *D. ciliatus*, alors qu'elle l'augmente en présence de densités moyennes de *B. cucurbitae*.

**Tableau 1 :** Taux de survie moyen de l'éclosion des œufs à l'émergence des adultes ( $\pm$  déviation standard), poids pupal moyen ( $\pm$  déviation standard), et durée de développement larvaire moyenne ( $\pm$  déviation standard) pour les six couples étudiés en fonction des niveaux de compétition.

	Niveaux de	Couples					
	compétition	Bc vs. Dc	Bc vs. Dd	Dc vs. Bc	Dc vs. Dd	Dd vs. Bc	Dd vs. Dc
Taux de survie	100%-0%	0,26 $\pm$ 0,16 <sup>b</sup>	0,26 $\pm$ 0,16 <sup>a</sup>	0,07 $\pm$ 0,05 <sup>a</sup>	0,07 $\pm$ 0,05 <sup>a</sup>	0,52 $\pm$ 0,20 <sup>a</sup>	0,52 $\pm$ 0,20 <sup>a</sup>
	75%-25%	ND	0,36 $\pm$ 0,17 <sup>a</sup>	0,23 $\pm$ 0,12 <sup>a</sup>	0,05 $\pm$ 0,05 <sup>a</sup>	0,68 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	0,67 $\pm$ 0,20 <sup>a</sup>
	50%-50%	0,51 $\pm$ 0,19 <sup>a</sup>	0,51 $\pm$ 0,39 <sup>a</sup>	0,11 $\pm$ 0,13 <sup>a</sup>	0,08 $\pm$ 0,06 <sup>a</sup>	0,53 $\pm$ 0,10 <sup>a</sup>	0,66 $\pm$ 0,20 <sup>a</sup>
	25%-75%	0,67 $\pm$ 0,07 <sup>a</sup>	0,29 $\pm$ 0,19 <sup>a</sup>	ND	0,11 $\pm$ 0,06 <sup>a</sup>	0,54 $\pm$ 0,10 <sup>a</sup>	0,56 $\pm$ 0,06 <sup>a</sup>
Poids pupal (mg)	100%-0%	18,20 $\pm$ 2,54 <sup>b</sup>	18,20 $\pm$ 2,54 <sup>a</sup>	13,70 $\pm$ 2,79 <sup>a</sup>	13,70 $\pm$ 2,79 <sup>a</sup>	23,18 $\pm$ 3,63 <sup>c</sup>	23,18 $\pm$ 3,63 <sup>b</sup>
	75%-25%	ND	18,17 $\pm$ 2,84 <sup>a</sup>	14,61 $\pm$ 2,85 <sup>a</sup>	12,41 $\pm$ 2,85 <sup>a</sup>	24,16 $\pm$ 3,83 <sup>ab</sup>	24,60 $\pm$ 3,87 <sup>a</sup>
	50%-50%	17,96 $\pm$ 2,43 <sup>a</sup>	17,86 $\pm$ 2,27 <sup>a</sup>	13,17 $\pm$ 3,17 <sup>a</sup>	13,05 $\pm$ 2,58 <sup>a</sup>	25,02 $\pm$ 4,10 <sup>a</sup>	23,78 $\pm$ 4,51 <sup>ab</sup>
	25%-75%	18,38 $\pm$ 2,32 <sup>ab</sup>	18,26 $\pm$ 2,27 <sup>a</sup>	ND	13,53 $\pm$ 2,29 <sup>a</sup>	23,34 $\pm$ 3,95 <sup>bc</sup>	25,07 $\pm$ 4,03 <sup>a</sup>
Durée de dvl. (jours)	100%-0%	7,55 $\pm$ 0,85 <sup>a</sup>	7,55 $\pm$ 0,85 <sup>b</sup>	9,20 $\pm$ 1,33 <sup>a</sup>	9,20 $\pm$ 1,33 <sup>a</sup>	7,46 $\pm$ 0,99 <sup>bc</sup>	7,46 $\pm$ 0,99 <sup>ab</sup>
	75%-25%	ND	7,04 $\pm$ 0,84 <sup>b</sup>	8,44 $\pm$ 0,64 <sup>b</sup>	9,53 $\pm$ 0,62 <sup>a</sup>	7,43 $\pm$ 0,76 <sup>b</sup>	7,67 $\pm$ 0,66 <sup>a</sup>
	50%-50%	6,40 $\pm$ 0,57 <sup>c</sup>	8,79 $\pm$ 1,82 <sup>a</sup>	8,53 $\pm$ 0,90 <sup>ab</sup>	8,52 $\pm$ 0,81 <sup>ab</sup>	7,87 $\pm$ 0,86 <sup>a</sup>	7,20 $\pm$ 0,81 <sup>b</sup>
	25%-75%	6,95 $\pm$ 0,42 <sup>b</sup>	7,17 $\pm$ 0,57 <sup>b</sup>	ND	7,76 $\pm$ 1,15 <sup>b</sup>	7,03 $\pm$ 0,63 <sup>c</sup>	7,89 $\pm$ 1,06 <sup>ab</sup>

Notes : Dans une même colonne, pour un paramètre donné, les valeurs qui ne sont pas significativement différentes (Test de Tukey,  $p < 0,05$ ) sont suivies par une même lettre en exposant. Les abréviations sont : Bc= *B. cucurbitae*, Dc = *D. ciliatus*, Dd = *D. demmerezi*, Durée de dvl. = Durée de développement larvaire, et ND = Non Disponible.

## 4. Discussion

### *Limites de l'étude*

Selon Vayssières (1999), la courgette ne favorise pas préférentiellement le développement d'une des trois espèces de Dacini. Ce légume a donc été choisi pour notre étude comme un fruit hôte bien adapté. Cependant lors de cette étude, nous avons observé que *D. ciliatus* semblait désavantagée par rapport aux autres espèces par la difficulté à obtenir des œufs, par la faible vigueur des larves et par un taux de survie très faible (Figure 1 (b)). Toutefois l'étude de Vayssières (1999) a été réalisée en plein champ, ce qui peut expliquer la différence avec nos observations, nos mouches étant issues d'un élevage au laboratoire. De plus, il semblerait que la méthode d'élevage actuellement utilisée au laboratoire du 3P ne soit pas optimale pour le développement de *D. ciliatus* malgré l'introduction régulière de mouches sauvages. Suite à ces constatations, nous avons choisi de renouveler les infestations comportant 100% de *D. ciliatus*, en effectuant cinq infestations sur des courgettes de variété Anissa, dont nous étions sûrs qu'elles n'avaient reçu aucun traitement insecticide. Le taux de survie moyen au sein de ces courgettes s'est avéré près de cinq fois supérieur à celui obtenu avec les courgettes du marché (résultats non-mentionnés, ANOVA,  $p = 7,02 \times 10^{-12}$ ). On peut penser que ces dernières présentent parfois des traces de résidus d'insecticides et que *D. ciliatus* y serait est éventuellement plus sensible que les autres espèces, ou encore que la variété « Tarmino » utilisée dans l'étude ne favorise pas son développement. Malgré une prédominance, dans la littérature, de l'étude des effets que différentes espèces de plantes-hôtes (Bird & Akhurst 2006, Paini *et al.* 2008) peuvent avoir sur le développement des insectes phytophages, plusieurs travaux ont également montré l'influence que la variété d'une même espèce de fruit hôte peut avoir sur le développement de ravageurs. Ainsi, au Pakistan, certaines variétés de margose (*Momordica charantia* L.) s'avèrent plus ou moins résistantes aux attaques de *B. cucurbitae* qui se développe alors différemment selon les variétés de margoses hôtes (Gogi *et al.* 2009). D'après Dhillon *et al.* (2005), les résistances aux ravageurs se rencontrent plus fréquemment chez les fruits sauvages que chez les fruits cultivés. De même, Vayssières (1999) a remarqué qu'en plein champ, certaines espèces de mouches des légumes émergent plus sur certaines variétés de courgette. Par exemple, *D. ciliatus* domine *B. cucurbitae* et *D. demmerezi* sur les variétés « Supremo », « Aphrodite », mais également sur « Tarmino », ce qui laisse penser que les problèmes rencontrés au cours de notre étude ne sont probablement pas liés à la variété choisie. Il est possible enfin qu'au cours de nos essais, la maturité du fruit ait joué un rôle important dans le développement des larves de mouches. En effet, Vayssières (1999) a constaté que les fleurs mâles de courgette sont attaquées par les trois espèces de Tephritidae. En observant le comportement de pontes des femelles de Dacini en



fonction des stades de maturité des Cucurbitaceae, il a mis en évidence que les premières piqûres sont occasionnées préférentiellement au stade des ovaires non-fécondés et au stade de très jeunes fruits. Dans nos expérimentations, les courgettes infestées étaient peut-être trop mûres pour un bon développement des larves de *D. ciliatus*.

Il serait intéressant d'étudier le développement des larves, et le comportement de ponte des femelles de *D. ciliatus* en situation de choix, en présence de différentes sortes de courgettes (variant par exemple en fonction des traitements insecticides, des stades de maturité et/ou des variétés). De telles études permettraient de mieux définir les meilleurs hôtes pour le développement des larves de *D. ciliatus* tout en observant si le choix des femelles pour le site d'oviposition est lié à la performance de la descendance. Chez les insectes herbivores, l'hypothèse de préférence-performance (HPP) (Gripenberg *et al.* 2010) suppose que les femelles tendent à pondre sur les hôtes où leur descendance se développe le mieux. De plus, une méta-analyse (Gripenberg *et al.* 2010) a mis en évidence que les descendants survivent davantage sur les plantes choisies par les femelles, et que ces dernières pondent plus d'œufs sur les hôtes propices au développement de leur progéniture, notamment chez les insectes oligophages et les diptères, auxquels appartiennent les trois espèces de Tephritidae étudiées ici.

En termes de méthodologie, un des points à améliorer concerne l'évaluation de la durée de développement des larves. En effet, les différences significatives observées sont en général très faibles, de l'ordre de quelques heures. De même, la variance des durées est minime. Ceci peut s'expliquer par le fait que le tamisage des pupes n'a été effectué qu'une seule fois par jour. Ainsi la majorité des pupes des espèces au sein des courgettes a émergé le même jour. Par ailleurs, les pupes tamisées sont pesées toutes en même temps bien qu'elles ne soient pas forcément de même âge, pouvant avoir plusieurs heures de différence. Le poids des pupes diminuant en fonction du temps, il aurait été préférable, comme dans l'étude de Duyck (2005), de peser des pupes d'âge précis (en l'occurrence inférieur à 4 heures). Ces considérations peuvent expliquer que nos résultats mettent en évidence des différences assez faibles, même quand elles sont significatives. Les tendances observées seraient sûrement plus marquées en revoyant le protocole de tamisage et de pesée des pupes.

### *Taux de survie*

Comme nous venons de l'expliquer, *D. ciliatus* a probablement été désavantagée par le fruit hôte choisi dans cette étude, aussi il est possible que la compétition interspécifique exercée par les larves de *D. ciliatus* sur celles des deux autres espèces soit plus faible que sur un hôte de meilleure qualité. En effet, ceci peut expliquer l'augmentation des taux de survie des larves

de *B. cucurbitae* lorsque la densité larvaire de *D. ciliatus* augmente au sein des courgettes : la compétition interspécifique étant faible, les larves de *B. cucurbitae* ont une meilleure survie quand la densité larvaire s'élève à 25%, puisqu'elle est dans ce cas partiellement soulagée de la compétition intraspécifique. Cependant cette hypothèse n'est pas en accord avec les résultats des études sur la compétition intraspécifique (Jacquard, com. pers.) où le taux de survie larvaire (nombre de pupes/nombres de larves introduites) de *B. cucurbitae* n'est pas affecté par des densités larvaires pouvant atteindre huit larves par gramme de courgette. On observe que, pour ces mêmes réplicats, le taux de survie larvaire de *D. ciliatus* (niveaux 75%-25%) est significativement supérieur au témoin. Il est possible que les cinq courgettes de ce niveau d'infestation aient été de meilleure qualité. Par conséquent, on constate que la présence de nombreuses larves de *D. ciliatus* dans un même fruit hôte favorise la survie larvaire de *B. cucurbitae*. *Bactrocera cucurbitae* aurait ainsi avantage à pondre dans des courgettes infestées par des larves de *D. ciliatus* plutôt que par ses congénères.

Compte tenu des taux de survie larvaire très faibles de *D. ciliatus*, les résultats obtenus pour cette espèce ne peuvent être analysés statistiquement. Cependant, d'après Vayssières *et al.* (2008), *D. ciliatus* présente pour les stades pré-imaginaux et l'adulte, sur différentes espèces de Cucurbitaceae, des taux de survie proches de ceux de *B. cucurbitae* en l'absence de compétition larvaire interspécifique.

D'autre part, *D. demmerezi* semble peu affectée par la compétition interspécifique larvaire et présente des taux de survie du stade larvaire à l'émergence des adultes significativement supérieurs à celui des deux autres espèces étudiées. Ces résultats indiquent que cette espèce est vraisemblablement assez tolérante à la compétition interspécifique larvaire, alors que ses larves supportent au contraire plutôt mal la compétition intraspécifique (Jacquard, com. pers.). **Si l'on considère le seul paramètre du taux de survie, il semblerait donc que *D. demmerezi* soit avantagée, par rapport aux deux autres espèces étudiées, en situation de compétition interspécifique.**

### ***Développement larvaire et poids pupal***

Nous analyserons ici les résultats de durée de développement larvaire conjointement avec ceux qui concernent le poids pupal. En effet, Duyck *et al.* (2008), dans leur étude des quatre espèces de Tephritidae polyphages nuisibles aux cultures fruitières de La Réunion, ont montré que ces paramètres sont le plus souvent corrélés négativement, sur trois des quatre espèces de fruits hôtes étudiés, quelque soit le niveau de compétition larvaire interspécifique entre les espèces de mouches. De même, lors de son étude de la compétition larvaire intraspécifique chez les mouches des légumes, Jacquard (com. pers.) a observé une telle corrélation négative

pour *D. ciliatus* et *B. cucurbitae*, quand le développement larvaire s'effectue sur *Cucurbita pepo*. Cette relation peut s'expliquer par la préemption compétitive des ressources, c'est-à-dire que les larves se nourrissant en premier bénéficient de plus de ressources que les suivantes (Blanckenhorn 1999, Krijger *et al.* 2001). Elles dégradent alors le fruit hôte et préférentiellement les parties les plus nutritives de celui-ci (Zucoloto 1991). Ainsi, ces résultats suggèrent qu'un faible poids des pupes couplé à une durée de développement larvaire importante, peut illustrer un effet de la compétition ; inversement, un poids important des pupes issues d'un développement larvaire court, montre la capacité des larves de l'espèce à assimiler rapidement un maximum de ressource. Cependant, chez *D. demmerezi*, cette relation linéaire entre le poids pupal et la durée de développement larvaire n'est pas observée en situation de compétition intraspécifique : les pupes de cette espèce présentent un poids élevé quelle que soit la durée de développement larvaire sur courgette (Jacquard com. pers.). Nous pouvons donc émettre l'hypothèse qu'aux densités d'infestations utilisées dans l'étude citée, les ressources restantes après consommation par des larves précoces de *D. demmerezi*, restent de bonne qualité et en quantité suffisante pour les larves dont le développement est moins rapide. .

Le poids des pupes de *B. cucurbitae* reste inchangé quelque soit le niveau de compétition larvaire interspécifique pouvant exister avec *D. ciliatus* ou *D. demmerezi*. Cependant, en présence de larves de *D. ciliatus*, les larves de *B. cucurbitae* se développent significativement plus vite que lorsqu'elles sont seules dans le fruit hôte. La modalité 50%-50% lors de compétition larvaire avec *D. demmerezi*, montre une durée moyenne de développement larvaire nettement supérieure à celle des témoins.

**Il apparaît donc que *B. cucurbitae* présente un développement larvaire et un taux de survie supérieurs en présence de larves de *D. ciliatus*, plutôt que de larves de *D. demmerezi*, ou de celles de leurs congénères.**

De manière générale, quels que soient les niveaux de compétition, le poids des pupes de *D. ciliatus* reste inchangé. En situation de compétition larvaire avec *B. cucurbitae*, la durée moyenne de développement sur les courgettes de modalité 75%-25% est plus courte que pour le témoin, appuyant l'hypothèse que ce lot de cinq courgettes était sans doute de meilleure qualité que les autres lots utilisés dans notre étude. Par ailleurs, nous observons également cette diminution lors d'une forte compétition avec *D. demmerezi* (25%-75%), suggérant ainsi que les larves de *D. ciliatus* se sont développées plus rapidement tout en assimilant

suffisamment de ressources avec un poids pupal inchangé, que lorsqu'elles sont seules dans le fruit hôte.

**Il semblerait que *D. ciliatus* raccourcisse la durée de son développement larvaire, sans affecter le poids pupal, lorsque ses larves sont en compétition avec *D. demmerezi* et avec *B. cucurbitae*.**

En situation de compétition larvaire avec *B. cucurbitae*, *D. demmerezi* montre une augmentation du poids moyen de ses pupes par rapport aux infestations témoins, sauf lorsque la proportion de larves de *B. cucurbitae* est de 75%. La présence de cette autre espèce semble donc favoriser le développement larvaire de *D. demmerezi* sauf lorsqu'elle est en fortes proportions, auquel cas le poids des pupes est comparable au témoin. De même, quelque soit le niveau de compétition larvaire avec *D. ciliatus*, le poids des pupes de *D. demmerezi* reste toujours supérieur aux témoins. En résumé, les larves de *D. demmerezi* ont la capacité d'assimiler une quantité importante de ressources donnant in fine un fort poids pupal, et se développent mieux lorsque la densité de leurs congénères au sein d'une même courgette diminue. En effet, des trois espèces étudiées, *D. demmerezi* est celle qui souffre le plus de la compétition larvaire intraspécifique (Jacquard, com. pers.).

**La compétition larvaire interspécifique au sein d'un même fruit hôte a peu d'effet sur le développement larvaire et le taux de survie de l'éclosion des œufs à l'émergence des adultes, de *D. demmerezi*.**

### ***Conclusion et perspectives***

Nos résultats mettent en avant certaines tendances qui peuvent nous permettre de discuter de la capacité compétitrice des trois espèces de Dacini étudiées. Cependant les paramètres de développement étudiés ne permettent pas à eux seuls d'expliquer tous les aspects de la compétition. Vayssières *et al.* (2002, 2008) ont comparé les traits d'histoire de vie de *B. cucurbitae* et *D. ciliatus*. Selon ces auteurs, d'après la théorie de colonisation de McArthur & Wilson (1967), *B. cucurbitae* pourrait être qualifiée de stratège-r du fait d'une plus courte durée d'incubation des œufs et de développement des stades immatures, et d'une mobilité, d'une fécondité, d'une fertilité, et d'une espérance de vie plus importantes que *D. ciliatus*, qui correspond plus à une stratégie 'K'. Ces différences pourraient contribuer à expliquer la prédominance de *B. cucurbitae* sur *D. ciliatus* à La Réunion (Vayssières *et al.* 2002). Certains patterns de reproduction peuvent ainsi être utilisés pour prédire la répartition géographique des Tephritidae (Vargas *et al.* 2000). Ainsi, lors d'invasions successives d'espèces de Tephritidae à La Réunion, Duyck *et al.* (2006a) ont montré que les envahisseurs successifs

étaient des compétiteurs de plus en plus efficaces. Des espèces non-natives des Mascareignes (*B. cucurbitae* et *D. ciliatus*), notre étude montre que l'espèce la plus récemment arrivée sur l'île, *B. cucurbitae*, est en effet celle qui présente le meilleur potentiel en termes de compétition larvaire. Elle semble également être favorisée en ce qui concerne les autres formes de compétition (*p. ex.* entre femelles adultes pour l'accès aux sites de pontes), et de par ses traits d'histoire de vie (Vayssières *et al.* 2002 et 2008). L'étude de Qureshi *et al.* (1987) réalisée au Pakistan sur la compétition larvaire entre *B. cucurbitae* et *D. ciliatus* au sein de courges blanches (nom latin non précisé, nous supposons qu'il s'agit de *Lagenaria siceraria*, *Bernicasa hispida* ou *Cucurbita spp.*) a montré que pour un même nombre d'œufs introduits dans les fruits hôtes, le nombre d'adultes émergents est bien plus élevé pour *D. ciliatus*, qui, en situation de compétition larvaire interspécifique nuit à *B. cucurbitae*. Dans leur discussion, les auteurs précisent également que par rapport à *B. cucurbitae*, *D. ciliatus* présente des périodes de préoviposition et d'incubation courtes, ainsi qu'un fort potentiel reproductif, mais ils ne donnent pas le détail de ces résultats. Bien que ces derniers soient contradictoires avec nos conclusions, il est possible que la « courge blanche » avantage *D. ciliatus* alors que la courgette avantage *B. cucurbitae*. Il est à noter aussi que les populations de ces espèces présentent peut-être des caractéristiques biologiques différentes entre le Pakistan et La Réunion.

D'après nos résultats, *D. demmerezii* paraît peu sensible à la compétition larvaire interspécifique. Peu de recherches ont porté sur cette espèce indigène du sud-ouest de l'Océan indien, aussi nous manquons d'informations sur ses traits d'histoire de vie, qui pourraient permettre de mieux expliquer sa capacité compétitrice. D'après Vayssières (1999), la fertilité de *D. demmerezii* sur courgette est significativement supérieure à celles des deux autres espèces. Cependant, en prenant en compte l'ensemble des études qu'il a réalisées, sur de nombreux fruits hôtes sauvages et cultivés, *B. cucurbitae* semble globalement être l'espèce ayant la meilleure capacité biotique par rapport à *D. ciliatus* et *D. demmerezii*.

*D. demmerezii* se comporte globalement bien en situation de compétition interspécifique (taux de survie de l'éclosion des œufs à l'émergence des adultes, développement larvaire, poids pupal). La présence de *D. ciliatus* semble favoriser le développement *B. cucurbitae* et *D. demmerezii*. Ceci peut montrer soit une faible capacité compétitrice de l'espèce face à *B. cucurbitae* et *D. demmerezii*, soit un effet de la plante-hôte qui n'a pas permis à *D. ciliatus* de se développer et ainsi de faire pression sur les larves des deux autres espèces.

Nous pouvons envisager que les résultats obtenus en conditions contrôlées peuvent être différents selon les facteurs environnementaux (température, humidité, plante hôte...). Par exemple à 35°C, les œufs de *D. demmerezi* n'éclosent pas alors que les deux autres espèces peuvent effectuer l'ensemble de leur cycle de développement (Vayssières 1999). *D. demmerezi* se localise, à La Réunion, surtout à des altitudes comprises entre 600 et 1200m tandis que *B. cucurbitae* et *D. ciliatus* sont réparties à des altitudes inférieures (Vayssières 1999).

De même, comme nous l'avons signalé précédemment, les plantes hôtes peuvent favoriser le développement de certains ravageurs, notamment en fonction de leurs espèces, de leurs variétés et même de leurs stades phénologiques (Vayssières 1999).

## Bibliographie

- Allwood, A., Yang, E., Quilici, S., McInnis, D.** 2002. Report of the Review of the Carambola Fruit Fly Program (Republic of Guyana, Suriname, French Guiana, and Brazil) (13 - 26 May 2002).
- Barbault, R.** 1992. *Ecologie des peuplements: Structure, dynamique et évolution*. Masson. 273 pp.
- Bird, L.J. & Akhurst, R.J.** 2006. Effects of host plant species on fitness costs of Bt resistance in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Biological Control*. **40**, 196–203.
- Blanckenhorn, W.U.** 1999. Different growth responses to temperature and resource limitation in three fly species with similar life histories. *Evolutionary Ecology*. **13**, 395- 409.
- Camargo, C.A., Odell, E., Jiron, L.F.** 1996. Interspecific interactions and host preference of *Anastrepha obliqua* and *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), two pests of mango in central America. *Florida Entomologist*. **79**, 266–268.
- Carroll, L.E., White, I.M., Freidberg, A., Norrbom, A.L., Dallwitz, M.J., Thompson, F.C.** 2002. Pest fruit flies of the world. Version: 8th December 2006 <http://delta-intkey.com>
- Clarke, A.R., Armstrong, K.F., Carmichael, A.E., Milne, J.R., Raghu, S., Roderick, G.K., Yeates, D.K.** 2005. Invasive phytophagous pests arising through a recent tropical evolutionary radiation: The *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies. *Annual Review of Entomology*. **50**, 293-319.
- Connell, J.H.** 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*. **35**, 131-138.
- Dajoz, R.** 1996. *Précis d'écologie*. 6eme edition. Dunod. 551 pp.
- Deguine, J.P., Atiama-Nurbel, T., Quilici, S.** 2010. Net choice is key to the augmentorium technique of fruit fly sequestration and parasitoid release. *Crop Protection*. **30**, 198-202.
- Denno, R.F., Gratton, C., Peterson, M. A., Langellotto, G. A., Finke, D. L., Huberty, A. F.** 2002. Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community. *Ecology*. **83**, 1443-1458.
- Denno, R.F., McClure, M.S., Ott, J.R.** 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects - competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology*. **40**, 297-331.
- Dhillon, M.K., Ram, S., Naresh, J.S, Sharma, H.C.** 2005. The melon fruit fly, *Bactrocera cucurbitae*: A review of its biology and management. *Journal of Insect Science* **5:40**, 1-16.
- Drew, R.A.I.** 2004. Biogeography and Speciation in the Dacini (Diptera: Tephritidae: Dacinae). *Bishop Museum Bulletin in Entomology*. **12**, 165-178.
- Duyck, P.F.** 2005. Compétition interspécifique et capacités invasives. Le cas des Tephritidae de l'île de La Réunion. Thèse, Université de La Réunion.

**Duyck, P.F., & Quilici, S.** 2002. Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera : Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bulletin of Entomological Research*. **92**, 4461-469.

**Duyck, P.F, David, P., Quilici, S.** 2004a. A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera : Tephritidae). *Ecological Entomology*. **29**, 511-250.

**Duyck, P.F., Sterlin, J.F., & Quilici, S.** 2004b. Survival and development of different life stages of *Bactrocera zonata* (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures compared to other fruit fly species. *Bulletin of Entomological Research*. **94**, 89-93.

**Duyck, P.F, David, P., Guillemette, J., Caroline, B., Dupont, R.** 2006a. Importance of competition mechanisms in successive invasions by polyphagous tephritids in La Réunion. *Ecology*. **87**, 1770-1780.

**Duyck, P.F., David, P., Quilici, S.** 2006b. Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Réunion. *Journal of Animal Ecology*. **75**, 518-526.

**Duyck, P.F., David, P., Pavoine, S., Quilici, S.** 2008. Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Réunion? *Ecological Entomology*. **33**, 439-452.

**Ekesi, S., Billah, M.K., Nderitu, P.W., Lux, A.S., Rwomushana, I.** 2009. Evidence for Competitive Displacement of *Ceratitis cosyra* by the Invasive Fruit Fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) on Mango and Mechanisms Contributing to the Displacement. *Journal of Economic Entomology*. **102**, 981-991.

**Etienne, J.** 1982. Etude systématique, faunistique et écologique des Tephritides de La Réunion. PhD. Thesis, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris, France.

**Fitt, G.P.** 1986. The roles of adult and larval specialisations in limiting the occurrence of five species of *Dacus* (Diptera, Tephritidae) in cultivated fruits. *Oecologia*. **69**, 101-109.

**Fitt, G.P.** 1989. The role of interspecific interactions in the dynamics of tephritid populations. In *Fruit flies, their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests (eds A.S. Robinson & G. Hooper), Vol. 3B, pp. 281-300. Elsevier, Amsterdam.

**Gogi, M.D., Ashfaq, M., Arif, M.J., Khan, M.A.** 2009. Screening of Bitter Gourd (*Momordica charantia*) Germplasm for Sources of Resistance against Melon Fruit Fly (*Bactrocera cucurbitae*) in Pakistan. *International Journal of Agriculture and Biology*. **11**, 746-750.

**Gripenberg, S., Mayhew, P.J., Parnel, M., Roslin, T.** 2010. A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters*. **13**, 383-393.

**Hairston, N.G., Smith, F.E., Slobodkin, L.B.** 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*. **44**, 421-425.

**Keiser, I., Kobayashi, R.M., Miyashita, D.H., Harris, E.J., Schneider, E.J., Chambers, D.L.** 1974. Suppression of Mediterranean fruit flies by Oriental fruit flies in mixed infestations in guava. *Journal of Economic Entomology*. **67**, 355-360.



- Krijger, C.L., Peters, Y.C., Sevenster, J.G.** 2001. Competitive ability of neotropical *Drosophila* predicted from larval development times. *Oikos*. **92**, 325-332.
- McArthur, R.H. & Wilson, E.O.** 1967. *The theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. 203 pp.
- Mwatawala, M.W., De Meyer, M., Makundi, R.H., Maerere, A.P.** 2009. An Overview of *Bactrocera* (Diptera: Tephritidae) Invasions and Their Speculated Dominancy over Native Fruit Fly Species in Tanzania. *Journal of Entomology*. **6**, 18-27.
- Paini, D.R., Funderburk, J.E., Reitz, S.R.** 2008. Competitive exclusion of a worldwide invasive pest by a native. Quantifying competition between two phytophagous insects on two host plant species. *Journal of Animal Ecology*. **77**, 184–190.
- Price, P. W.** 1980. *Evolutionary biology of parasites*. Princeton University Press. 237 pp.
- Quilici, S., Hurtrel, B., Messing, R.H., Montagneux, B., Barbet, A., Gourdon, F., Malvoti, A., Simon, A.,** 2004. Successful acclimatization of *Psytalia fletcheri* (Braconidae: Opiinae) for biological control of the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* on Reunion Island. *Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance*. pp. 457-459.
- Qureshi, Z.A., Hussain, T., Siddiqui, Q.H.** 1987. Interspecific competition of *Dacus cucurbitae* Coq. and *Dacus ciliatus* Loew in mixed infestation of cucurbits. *Journal of Applied Entomology*. **104**, 429–432.
- Reitz, S.R. & Trumble, J.T.** 2002. Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology*. **47**, 435-465.
- Roitberg, B.D. & Prokopy, R.J.** 1987. Insects that mark host plants. *BioScience*. **37**, 400-406.
- Ryckewaert, P., Deguine, J.P., Brévault, T., Vayssières, J.F.** 2010. Fruit flies (Diptera: Tephritidae) on vegetable crops in Reunion Island (Indian Ocean): state of knowledge, control methods and prospects for management. *Fruits*. **65**, 113-130.
- Stewart, A.J.A.** 1996. Interspecific competition reinstated as an important force structuring insect herbivore communities. *Trends in Ecology & Evolution*. **11**, 233-234.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A., Kanehisa, D., Stark, J.D., Nishida, T.** 2000. Comparative Demography of Three Hawaiian Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) at Alternating Temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*. **93**, 75-81.
- Vayssières, J. F.** 1999. Les relations insectes-plantes chez les Dacini (Diptera, Tephritidae) ravageurs des Cucurbitaceae à La Réunion. PhD, Thesis, Muséum National Naturelle de Paris.
- Vayssières, J.F., Carel, Y., Coubes, M.** 2002. Demographic parameters and biotic factors of two Dacini species, *Bactrocera cucurbitae* et *Dacus ciliatus*, on Réunion Island. *Proceedings of the 6th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance*. pp. 91-95.

**Vayssières, J.F., Delvare, G., Maldès, J.M., Aberlenc, H.P.** 2001. Inventaire préliminaire des arthropodes ravageurs et auxiliaires des cultures maraîchères sur l'Ile de la Réunion. *Insect Science and its Application*. **21**, 1-22

**Vayssières, J.F., Carel, Y., Coubes, M., Duyck, P.F.** 2008. Development of Immature Stages and Comparative Demography of Two Cucurbit-Attacking Fruit Flies in Reunion Island: *Bactrocera cucurbitae* and *Dacus ciliatus* (Diptera Tephritidae). *Entomological Society of America*. **37**, 307-314.

**White, I.M. & Elson-Harris, M.M.** 1992. *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*. CAB International, Wallingford, UK.

**White, I.M., De Meyer, M., Stonehouse, J.M.** 2000. A Review of native and introduced fruit flies (Diptera, Tephritidae) in the Indian Ocean islands of Mauritius, Réunion and Seychelles. *In* Proceedings of the Indian Ocean Commission regional fruit fly symposium (eds N.S. Price & S.I. Seewooruthun), pp. 15-21. Indian Ocean Commission / European Union, Flic en Flac, Mauritius.

**Zucoloto, F.S.** 1991. Effect of flavour and nutritional value on diet selection by *Ceratitis capitata* larvae (Diptera, Tephritidae). *Journal of Insect Physiology*. **37**, 21-25.

## RESUME

Les des mouches des fruits (Diptera : Tephritidae), ravageurs des cultures fruitières et maraîchères, présentent une grande importance économique notamment du fait de leur polyphagie, et cela dans de nombreuses régions du monde. A La Réunion, trois espèces de Tephritidae présentent un impact économique significatif sur les cultures de Cucurbitaceae : *Bactrocera cucurbitae*, *Dacus ciliatus*, et *Dacus demmerezi*. Dans cette étude des co-infestations expérimentales dans un même fruit hôte, la courgette *Cucurbita pepo*, permettent de définir les paramètres démographiques (taux de survie, poids pupal et durée de développement larvaire) des trois espèces en fonction de différents niveaux de compétition larvaire interspécifique.

Les résultats suggèrent que *D. ciliatus* est désavantagée par le fruit hôte sélectionné pour l'étude. Ainsi sa présence en sein du fruit hôte semble favoriser le développement des larves de *B. cucurbitae* et de *D. demmerezi*. La compétition larvaire interspécifique a peu d'effet sur le développement larvaire et le taux de survie de l'éclosion des œufs à l'émergence des adultes de *D. demmerezi*. Le taux de survie et le poids pupal de *B. cucurbitae* ne sont pas affectés par la compétition larvaire interspécifique avec *D. demmerezi*.

Des études complémentaires sur l'influence du fruit-hôte (espèce, variété, et stade phénologique) permettraient de mieux préciser les traits d'histoire de vie de *D. ciliatus* et donc sa capacité compétitrice.

**Mots clés : compétition larvaire interspécifique, Tephritidae, Cucurbitaceae.**